UNIVERSITÉ DE GENÈVE — INSTITUT DE BOTANIQUE
Professeur : Dr R. CHODAT — 9me SÉRIE, VIIme FASCICULE

Etude de quelques gonidies de lichens

THÈSE

PRÉSENTÉE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE
POUR L'OBTENTION DU GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

A. LETELLIER
LICENCIÉ ÈS SCIENCES PHYSIQUES ET NATURELLES

SATELLITE SHELVING
QK581
L4

GENÈVE
IMPRIMERIE JENT, BOULEVARD GEORGES-FAVON, 11 ET 26
1917

THÈSE Nº 613

The D. H. Hill Library

North Carolina State College
QK581
L4

QK581
L4

47088

This BOOK may be kept out TWO WEEKS ONLY, and is subject to a fine of FIVE CENTS a day thereafter. It is due on the day indicated below:

47088

22Jul
31 May'38
5 Ap'41 K
3Jun'60 t
24Jun'60 S
NOV 11 1967

Library Bu

UNIVERSITÉ DE GENÈVE — INSTITUT DE BOTANIQUE
Professeur : Dr R. CHODAT — 9me SÉRIE, VIIIme FASCICULE

Etude de quelques gonidies de lichens

THÈSE

PRÉSENTÉE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE
POUR L'OBTENTION DU GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

A. LETELLIER
LICENCIÉ ÈS SCIENCES PHYSIQUES ET NATURELLES

GENÈVE
IMPRIMERIE JENT, BOULEVARD GEORGES-FAVON, 11 ET 26
1917

THÈSE Nº 613

La Faculté des Sciences, sur le préavis de Monsieur le Professeur R. Chodat, autorise l'impression de la thèse présentée par M. A. Letellier, intitulée : « Etude de quelques gonidies de lichens », sans exprimer d'opinion sur les propositions qui y sont énoncées.

Genève, le 17 novembre 1917.

Le Doyen,

H. Fehr.

A ma mère

47088

A Monsieur le Professeur Docteur R. Chodat

qui m'a constamment dirigé et encouragé pendant les années que j'ai eu le plaisir de travailler chez lui, en témoignage de ma gratitude et de mon dévouement.

Je me fais aussi un devoir de remercier Monsieur Casimir de Candolle qui m'a permis de travailler dans sa riche bibliothèque et Monsieur le Professeur Lendner pour tous les renseignements qu'il a bien voulu me donner.

Etude de quelques gonidies de lichens

PAR

A. LETELLIER

CHAPITRE PREMIER

La théorie de Schwendener

Le groupe des lichens est assurément un des plus curieux du règne végétal; les problèmes qui s'y rattachent sont d'un grand intérêt biologique et ne se retrouvent sous cette forme nulle part ailleurs. Cependant, on connaît encore très mal ces curieuses plantes car leur étude est difficile.

Ce sont surtout des problèmes physiologiques qu'on se pose à leur sujet aujourd'hui et tout l'intérêt qu'ils présentent ressortira d'une brève revue des faits principaux de l'histoire récente de la lichénologie.

On sait comment une série de travaux, vers le milieu du siècle dernier, vint complètement changer l'idée première et naturelle que les lichens étaient des plantes comparables aux autres et formaient un groupe de même valeur que celui des mousses ou des hépatiques par exemple. La ressemblance, à bien des points de vue, entre les lichens et les champignons, d'une part, et celle entre les gonidies, comme on appelait les organes verts ou bleus des lichens, et certaines algues, d'autre part, avait déjà frappé bon nombre de botanistes. On expliquait ordinairement la ressemblance entre les gonidies et les algues vertes ou bleues en disant que ces dernières n'étaient que des gonidies, c'est-à-dire des organes des lichens sortis du thalle et destinés à le repro-

Library
N. C. State College

duire. En 1869, Schwendener[1] reconnut, au contraire, que ce qu'on appelait gonidies était en réalité de vraies algues, des êtres autonomes et il émit alors la théorie de la nature double des lichens; on ne saurait mieux faire pour bien exposer cette idée, étrange au premier abord, que de citer l'exposé imagé de Schwendener lui-même. « D'après mes recherches, dit-il, les lichens ne sont pas des plantes simples, pas des individus dans le sens ordinaire du mot; ce sont plutôt des colonies formées de centaines et de milliers d'individus, dont un seul est le maître, tandis que les autres, éternels captifs, apprêtent la nourriture pour lui et pour eux-mêmes. Le maître est un champignon de la classe des Ascomycètes, un parasite habitué à vivre du travail des autres; ses esclaves sont des algues vertes qu'il a recherchées lui-même ou au moins retenues et forcées à se mettre à son service. Il les entoure, comme une araignée entoure sa proie, d'un étroit réseau de fibres qui se transforme peu à peu en une enveloppe impénétrable. Mais, tandis que l'araignée suce le sang de sa victime et l'abandonne morte, le champignon excite les algues, prises dans son réseau, à une plus grande activité et même à une multiplication plus intense et rend possible ainsi une croissance vigoureuse et un bon développement pour toute la colonie. Ce champignon à algues, si on peut l'appeler ainsi, ne présente pas seulement un contraste frappant avec la sanguinaire araignée, mais, de la même manière, avec le champignon de la vigne et de la pomme de terre, ainsi qu'avec tous les autres champignons qui vivent dans des organismes vivants et qui tuent, en lutte inégale, la plante ou l'animal hospitalier. Seulement le contraste n'est pas toujours aussi réjouissant qu'il pourrait sembler au premier abord; car les algues, maintenues en esclavage comme il a été dit, sont transformées après des générations à tel point qu'on ne puisse les reconnaître; elles restent vivantes et vigoureuses, mais leur taille diminue souvent beaucoup et leur forme change. »

Les belles recherches de Bornet[2], en 1873, vinrent grandement fortifier cette théorie de Schwendener. Bornet tâcha surtout de démontrer que les rapports anatomiques entre hyphes et gonidies étaient tels que l'exigeait la théorie nouvelle et que dans aucun cas les gonidies n'étaient de vrais organes de lichens, c'est-à-dire produites par les hyphes comme on le croyait auparavant. Il dit que toutes les goni-

[1] Schwendener. *Die Algentypen der Flechtengonidien*, Bâle (1869).

[2] Bornet. Recherches sur les Gonidies des lichens. *Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 5e série, XVII (1873).

dies, qui peuvent être de types fort différents, se laissent ramener à des espèces d'algues et il constate que la théorie de Schwendener « ôte toute étrangeté à la coïncidence dans le même thalle de gonidies dissemblables, à la présence simultanée sur un même individu, de gonidies contenant de la chlorophylle et de gonidies renfermant de la phycochrome, différence très importante dans les algues et sur laquelle est fondée la distinction des deux grands groupes d'algues inférieures. On comprend à la fois l'extrême ressemblance ou plutôt l'identité qui existe entre les gonidies de lichens très divers *(Roccella, Lecanora, Opegrapha)* et la différence profonde que présentent les gonidies de lichens dont le thalle et la fructification sont identiques *(Stieta* et *Stictina, Omphalaria* et *Arnoldia, Opegrapha varia* et *Opegrapha filicina)* ».

Enfin l'idée de Schwendener put encore s'appuyer sur les expériences d'analyse et de synthèse de lichens faites surtout par Möller[1] et Bonnier[2].

Le premier put infirmer une expérience de Tulasne[3] qui était un sérieux argument contre la théorie de la nature double des lichens. Tulasne ayant semé des spores du *Verrucaria muralis,* les avait vu germer et produire des filaments. « Après quelque temps, nous dit-il, ces filaments formaient un plexus assez serré sur lequel il se développa une couche blanchâtre de petites cellules arrondies, de quatre à six μ de diamètre, intimement unies entre elles et aux filaments desquels elles procédaient, les unes vides en apparence, les autres remplies de matière plastique. Bientôt après, on vit çà et là, sur cette première assise d'utricules, apparaître des cellules remplies de matière verte et il ne fut plus permis de douter qu'un nouveau thalle du *Verrucaria muralis* était né des spores mises en expérience ; ces cellules vertes étaient en effet telles, par leur aspect, leur volume, leur agencement et leurs rapports avec les utricules placées au-dessous d'elles qu'il était impossible de les confondre avec des cellules de *Protococcus* ou autre algue inférieure unicellulaire ; et d'ailleurs elles ne différaient aucunement des gonidies du thalle adulte du *Verrucaria muralis.* » Il était clair que l'idée de Schwendener ne pouvait s'accorder avec cette expérience qui, d'ailleurs, avait été vérifiée par d'autres. Möller sema des spores

[1] Möller. Über die Kultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen, *Dissert.* Münster in W. (1887).

[2] Bonnier. Recherches sur la synthèse des lichens. *Annales des Sciences naturelles, Botanique,* 7e série, IX (1889).

[3] Tulasne. Mémoire pour servir à l'histoire organographique et physiologique des Lichens. *Annales des Sciences naturelles, Botanique,* 3e série, XVII (1852).

de lichens sur des milieux artificiels, il eut soin d'éviter les infections et il obtint des mycéliums sans gonidies; ces mycéliums ne donnèrent pas d'apothécies, mais il obtint des spermogonies. Il est cependant bien regrettable que Möller ne nous donne pas plus de détails techniques sur sa façon de procéder.

Bonnier décrit la synthèse de lichens en partant des deux composants et ses expériences ont été considérées comme établissant définitivement la théorie de Schwendener, quoique on puisse se demander si la pureté de culture revendiquée par Bonnier soit celle qu'on exigerait de nos jours.

La théorie de Schwendener est devenue classique, mais, malgré les preuves en sa faveur, elle ne s'est pas imposée sans difficulté. Ce furent surtout les lichénologues systématiciens qui lui firent opposition, car le groupe des lichens était de toute évidence un groupe si naturel et si bien défini qu'il leur semblait impossible d'admettre que les plantes qui le composaient ne fussent que la résultante de la vie en commun de deux êtres très différents et on comprend fort bien leurs scrupules.

Le dernier ouvrage s'opposant à la théorie schwendenérienne est d'ailleurs tout récent. C'est un travail d'Elfving[1], paru en 1913. L'auteur veut prouver que, dans certains cas, il est hors de doute que les hyphes produisent les gonidies. Il nous montre les *Cystococcus* du *Parmelia furfuracea* et du *Physcia pulverulenta*, les *Trentepohlia* de l'*Arthonia radiata*, le *Stigonema* de l'*Ephebe pubescens*, les *Nostoc* des céphalodies du *Peltidea aphtosa* et du *Nephroma arcticum* et ceux du thalle du *Peltigera canina*, produits sur ou dans des hyphes. Il attribue le fait que Möller n'a pas obtenu de gonidies dans ses thalles de champignon de lichens aux conditions anormales que présentent les expériences de laboratoire, ce qui aurait été également la cause que Möller n'a pas obtenu d'apothécies. Il semble en outre ranger les synthèses de Bonnier parmi les expériences d'inoculation. Il résume ses recherches en disant que « les gonidies de lichens naissant comme organes du thalle peuvent vivre et se reproduire en dehors du thalle et sont alors des algues. Certaines algues descendent donc des lichens »; mais il ne pense pas que tout ce qu'on appelle *Cystococcus, Nostoc, Trentepohlia*, etc., dérive des lichens. Cependant les figures du mémoire d'Elfving ne sont guère convaincantes et nous aurons l'occasion, à la fin de ce travail, de revenir sur les idées de cet auteur.

[1] Elfving. Untersuchungen über die Flechtengonidien. *Acta Societatis Scientiarum Fennicæ*, XLIV, nº 2 (1913).

CHAPITRE II

Les relations entre les deux composants

Les botanistes ayant admis l'idée de la vie en commun d'un champignon et d'une algue dans les lichens se sont alors trouvés devant un nouveau problème, la question des relations entre les deux composants. Quel était le lien entre ces deux êtres si disparates leur permettant de former un ensemble dont les qualités différaient à ce point de celles des composants?

La question est difficile à résoudre, comme nous pouvons le déduire du fait que les trois théories possibles à ce sujet ont trouvé des défenseurs. On peut supposer en effet :

1° que le champignon est parasite sur l'algue ;

2° ou bien que les avantages de chacun des constituants sont égaux ;

3° ou enfin que l'algue est parasite sur le champignon ;

en comprenant toujours le mot « parasitisme » dans un sens très large, à savoir qu'un des composants retire de l'association plus d'avantages que l'autre.

Nous allons passer en revue les arguments de quelques défenseurs de chacune de ces théories en insistant un peu sur cette controverse, parce que les différentes opinions n'ont jamais été réunies ensemble et que nos recherches ont porté sur le même objet.

1. Comme nous l'avons vu plus haut, selon l'avis de Schwendener, il s'agit de parasitisme du champignon sur l'algue. Les algues sont les

esclaves, le champignon le maître. Schwendener n'entre pas dans le détail de ces rapports au point de vue physiologique, mais il est probable que, selon sa pensée, l'algue assimilait la nourriture carbonée pour le champignon et pour elle-même, le champignon n'ayant qu'à transmettre l'eau et les sels du substratum et, ainsi, le travail de l'algue lui semblait plus considérable que celui du champignon. A un autre endroit de son mémoire, Schwendener note cependant que certains champignons de lichens sont des parasites doubles, à la fois algophytes et épi-, endo-, ou saprophytes; en d'autres termes : l'algue est incontestablement le fournisseur principal de la nourriture carbonée, mais le fait qu'il y a des lichens qui ne peuvent vivre que sur certains milieux organiques bien déterminés, montre que le substratum intervient également dans ces cas pour fournir l'aliment carboné.

Bornet[1] adopte la manière de voir de Schwendener et remarque que « la théorie du parasitisme explique l'origine des gonidies mortes qu'on trouve dans toutes les parties des lichens, au milieu de la couche corticale, ainsi que dans la profondeur de la couche médullaire ». Il a vu cependant que « dans certains cas, la végétation des algues paraît singulièrement activée par l'hypha. C'est ce qu'on peut conclure du développement tout à fait insolite que prennent les colonies de *Gloeocapsa*, les frondes des *Stigonema*, etc., transformées en *Omphalaria*, *Synalyssa*, *Ephebe*, etc. ».

Fünfstück[2] fait ressortir l'avantage suivant que trouve le champignon à s'associer avec l'algue : le champignon, dit-il, ne saurait, sans l'algue, produire les différents acides lichéniques qui permettent à de nombreux lichens de pénétrer dans les roches les plus dures pour y vivre. Le fait que certaines autres substances (pariétine) ne sont produites par des champignons de lichens qu'en présence de l'algue a été démontré expérimentalement par Tobler[3] et Frank[4] a trouvé que chez l'*Arthonia vulgaris* la présence de la gonidie est indispensable pour la production d'apothécies par le champignon; cette observation de Frank explique peut-être l'insuccès de Möller sur ce point. Frank insistant sur le fait que l'association des deux composants des lichens

[1] Bornet. (1873). l. c., 54 et 52.

[2] Fünfstück. In Engler-Prantl : *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, I. Teil, Abt. 1* (1898). 15.

[3] Tobler. Das physikalische Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XXVII (1909), 421.

[4] Frank. Über die biologischen Verhältnisse einiger Krustenflechten. *Cohn's Beiträge zur Biologie*, II (1877).

aboutit, dans la plupart des cas, à une nouvelle individualité, a proposé le nom d'*« homobium »* pour caractériser l'association de deux êtres qui s'unissent en un seul individu et qui se rendent réciproquement des services indispensables.

Warming[1] se prononce également pour la théorie du parasitisme du champignon sur l'algue; il trouve que, même si au point de vue nourriture, l'apport est à peu près égal de chaque côté, il n'y a cependant pas réciprocité si on envisage les avantages en général. En effet, le champignon a besoin de l'algue, celle-ci, au contraire, peut et préfère vivre seule. La grandeur et l'activité de croissance des gonidies pourraient être dues à une hypertrophie maladive. L'argument que l'algue serait protégée contre la sécheresse par le champignon serait de peu de valeur vu que ces algues supportent bien la sécheresse et que les lichens se dessèchent parfois complètement. En outre, l'algue est empêchée de se reproduire par zoospores. Le champignon serait un parasite d'une espèce particulière, différant des parasites ordinaires parce qu'il héberge sa victime dans son corps et lui fournit une partie de sa nourriture; Warming a nommé ce parasitisme particulier de l'*« hélotisme »*.

Bonnier[2] croit aussi « à une sorte de parasitisme atténué du champignon sur l'algue car celle-ci ne semble pas recevoir du champignon autant de services qu'elle lui en rend ». En effet, elle doit lui fournir le carbone, ce qui permet aux lichens de vivre là où les champignons ordinaires ne le pourraient faire et, par cela, elle est d'une incontestable utilité. Il a cependant remarqué « que les algues atteintes par les hyphes s'accroissent plus et se multiplient plus vite que les algues libres »; mais, comme les gonidies sont ordinairement déformées et que leurs appareils de reproduction ne se forment pas, il compare « l'accélération de croissance produite par le contact des hyphes aux excroissances provoquées sur certaines plantes par la présence d'un parasite. A un autre point de vue, il est cependant incontestable que le champignon protège l'algue contre la dessication ».

En 1910, paraît un travail de Danilow[3] qui défend l'idée de ce parasitisme poussé à l'extrême. Les figures nous montrent le champignon

[1] Warming. *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie* (1902), 103.

[2] Bonnier et Leclerc du Sablon. *Cours de Botanique*, Paris (1905), 1798.

[3] Danilow. Über das gegenseitige Verhältniss zwischen den Gonidien und dem Pilzkomponenten in der Flechtensymbiose. *Bulletin du Jardin impérial de botanique de Saint-Pétersbourg*, X (1910), 33.

attaquant et finalement tuant les gonidies au moyen d'un réseau de filaments suceurs. L'auteur conclut de ces observations « qu'il est impossible d'admettre que les fonctions du champignon et de l'algue concordent au point que les produits superflus de l'activité de l'un des composants comble les lacunes de l'autre, comme l'exige la théorie de la symbiose mutualiste ; les rapports sont, sans aucun doute, antagonistes et reposent sur le parasitisme du champignon sur l'algue ». Danilow fait encore l'intéressant rapprochement suivant : certaines portions des filaments suceurs intracellulaires joueraient peut-être le rôle du mycoplasma d'Erikson[1]. Peut-être que les gonidies, déjà en sortant de l'algue mère et en quittant le champignon, portent dans leur protoplasma un embryon protoplasmique du champignon et qu'elles sont ainsi le berceau de leur propre parasite.

Enfin Treboux[2] accepte la théorie de l'hélotisme de Warming, car, en comparant des *Cystococcus* gonidies à des *Cystococcus* libres, il trouve que les premières se reproduisent beaucoup plus lentement et présentent un aspect maladif, ce qui ne peut provenir que de l'action du champignon.

II. Passons maintenant à la seconde hypothèse, celle des avantages égaux des deux côtés.

Déjà en 1872, Reinke[3] défend l'idée que les avantages des deux composants sont réciproques. Il appelle le lichen un *« consortium »* et il compare les rapports entre l'algue et le champignon à ceux existant entre les feuilles et les racines d'un arbre.

C'est aussi l'avis de de Bary[4] qui s'exprime ainsi : « Le champignon est l'hôtelier et la fixation au substratum lui incombe ; l'algue est l'hôte. L'hôtelier a besoin de l'hôte pour vivre, ainsi qu'il arrive souvent dans la vie. Aussi l'hôte est-il traité avec tous les soins possibles et sa croissance, nullement retardée, mais au contraire favorisée, suit régulièrement celle de l'hôtelier ». De Bary range les lichens parmi les cas de *symbiose mutualiste*.

[1] Erikson. Voir par exemple : Über das vegetative Leben der Getreidepilze. *Kungl. Svenska Vetenskap-Akademiens Handlingar*, 38, n° 3 (1904).

[2] Treboux. Die frei lebende Alge und die Gonidie *Cystococcus humicola* in Bezug auf die Flechtensymbiose. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XXX (1912), 69.

[3] Reinke. Abhandlungen über Flechten. *Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, XXVI (1894).

[4] De Bary. *Die Erscheinung der Symbiose*. Strasbourg (1879).

Van Tieghem[1] croit aussi à une association à avantages réciproques. Il suppose, entre autres rapports, que l'algue prend au champignon une partie des matières azotées et albuminoïdes qu'à l'aide des hydrates de carbone (formés par l'algue), il sait créer plus rapidement qu'elle.

III. Enfin, la troisième théorie, celle du parasitisme de l'algue sur le champignon, a surtout pu s'appuyer sur un certain nombre d'expériences que nous allons exposer.

Beijerinck[2] ne réussissant pas à cultiver le *Cystococcus*, gonidie du *Physcia parietina*, avec de l'azote nitrique ou ammoniacal additionné de sucre, mais seulement avec de l'azote peptique, suppose que la nutrition des lichens se fait ainsi : l'ascomycète est un champignon se nourrissant de l'azote ammoniacal et de sucre ; ce sucre et cet azote ammoniacal produisent le protoplasma du champignon et dans celui-ci des peptones qui diffusent à l'extérieur et rendent possibles, avec l'anhydride carbonique, la croissance et la formation de sucre du *Cystococcus humicola*. Il croit que, pour les *Cystococcus* libres également, la peptone est une nourriture indispensable.

Ces recherches furent continuées par Artari[3] qui fit d'intéressantes expériences physiologiques comparées sur certaines gonidies et des algues libres. Les résultats lui montrèrent que les premières se distinguent des algues libres par leur préférence pour la peptone comme source d'azote ; c'était la preuve que dans les lichens l'algue reçoit des substances peptiques du champignon.

Van Tieghem, Beijerinck et Artari défendent donc l'idée que l'algue dépend du champignon pour sa nourriture azotée. Mais on est allé plus loin et on a voulu la considérer comme parasite même pour le carbone.

Il y a lieu, à ce propos, de rappeler les expériences de Bonnier et Mangin[4] qui ont montré que chez le *Cladonia rangiferina*, l'*Evernia prunastri*, le *Parmelia caperata* et le *Peltigera canina*, l'action chlorophyllienne de l'algue ne compense pas la respiration de l'algue et du

[1] Van Tieghem. *Traité de Botanique*, Paris (1884), 1089.

[2] Beijerinck. Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. *Botanische Zeitung* (1890).

[3] Artari. 1. Über die Entwicklung der grünen Algen unter Ausschluss der Bedingungen der CO_2 Assimilation. *Bulletin des Sciences naturelles*, Moscou (1899). — 2. Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grünen Algen. *Ber. d. deutsch. bot Ges.*, XX (1902), 172.

[4] Bonnier et Mangin. Sur les échanges gazeux entre les lichens et l'atmosphère. *Bulletin de la Société botanique de France* (1884), 118.

champignon et ces auteurs en concluent que « ce n'est pas à l'air que les lichens empruntent tout le carbone qui leur est nécessaire. Il reste à déterminer si c'est à des matières organiques attaquées par les hyphes ou à l'anhydride carbonique dissous dans l'eau que ce carbone est emprunté ». Cependant, les essais de ces deux savants n'ont pas été confirmés par d'autres expériences faites plus tard par Jumelle[1]. Cet auteur a étudié ces mêmes lichens et beaucoup d'autres et il a trouvé que « chez tous les lichens, au moins dans certaines conditions, l'assimilation peut, à la lumière, prédominer sur la respiration. L'algue semble, par suite, suffire pour fixer dans la plante, aux dépens de l'atmosphère, le carbone nécessaire; le lichen est, sous ce rapport, indépendant du substratum. L'intensité assimilatrice varie toutefois énormément suivant l'espèce considérée. Relativement forte, en général, dans les lichens fruticuleux et foliacés, elle peut, chez la plupart des lichens crustacés, devenir si faible que le dégagement d'oxygène n'est plus observable qu'à un fort éclairement ».

Tobler[2] se range également parmi ceux qui admettent que l'algue reçoit une partie de son carbone du champignon. De prime abord, dit-il, le saprophytisme du champignon des lichens terricoles et corticoles est chose fort probable; il rappelle, à ce propos, des observations de Fitting[3] qui a étudié un *Strigula* épiphylle et montré que les deux composants de ce lichen, le champignon et la chroolépidée gonidie *(Cephaleuros mycoidea)* sont parasites dans le tissu des feuilles. Cette chroolépidée est d'ailleurs parasite également à l'état libre.

Tobler fait ensuite valoir la mauvaise situation de l'algue dans le thalle en vue de l'assimilation de l'anhydride carbonique et de la respiration. Enfin, invoquant les expériences de Treboux[4], qui a montré que des acides organiques peuvent servir de source de carbone à certaines algues vertes, il croit probable, d'après des recherches qu'il a faites, que, dans le cas du *Xanthoria parietina*, c'est de l'oxalate de calcium produit par le champignon qui sert de nourriture carbonée à l'algue.

[1] Jumelle. Recherches physiologiques sur les lichens. *Revue générale de botanique*, 4 (1892).

[2] Tobler. Das physikalische Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XXVII (1909), 421.

[3] Fitting. Über die Beziehungen zwischen den epiphyllen Flechten und den von ihnen bewohnten Blättern. *Annales du jardin de Buitenzorg*, 3 suppl. (1910), 505.

[4] Treboux. Organische Säuren als Kohlenstoffquelle bei Algen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XXIII (1905), 432.

Nous avons ainsi exposé les principaux arguments invoqués en faveur de chaque manière de voir et ils peuvent se résumer ainsi :

I. *Parasitisme du champignon sur l'algue. Hélotisme*

a) Le champignon déforme et même tue l'algue.

b) Par la symbiose, il acquiert des propriétés avantageuses (la faculté de produire des acides lichéniques, peut-être aussi de former des apothécies).

c) Le champignon ne peut vivre sans l'algue; cependant, il paraît qu'on a trouvé des champignons de lichens libres dans la nature[1] et Möller a pu les cultiver sans algues.

d) L'algue en symbiose ne peut se reproduire aussi abondamment qu'en liberté et elle a perdu la faculté de le faire au moyen de zoospores.

II. *Consortium ou symbiose mutualiste*

a) Théoriquement, on peut comprendre qu'au point de vue nourriture, les services soient réciproques.

b) L'algue ne souffre nullement de la présence du champignon; souvent même sa croissance est favorisée.

c) La symbiose la protège contre la dessication (dans certains cas, peut-être).

III. *Parasitisme de l'algue sur le champignon*

a) Des expériences de nutrition montrent que les gonidies sont plus parasites que les algues libres pour leur aliment azoté.

b) Il est fort probable que les champignons de lichens vivant sur un substratum organique sont saprophytes et comme l'algue est, en outre, souvent mal placée pour assimiler l'anhydride carbonique, peut-être qu'elle reçoit son carbone en partie du champignon.

[1] Tobler. Zur Ernährungsphysiologie der Flechten. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XXIX (1911). Note au bas de la page 5.

Nous voyons donc qu'il existe des arguments en faveur de chacune des théories énumérées plus haut et que le problème est compliqué. Ajoutons qu'il le devient encore davantage si l'on tient compte des symbioses entre un champignon et deux algues telles qu'elles existent probablement dans les lichens à céphalodies ou des symbioses entre une algue et deux champignons que nous ont surtout révélées les travaux de Zopf[1] et de Tobler[2].

Pour arriver à une solution du problème dans les lichens ordinaires, il faudrait faire des expériences comparatives avec un lichen réalisé par synthèse et ses deux composants, les trois végétaux étant en culture pure sur des milieux artificiels. Malheureusement, il est très difficile d'obtenir une culture absolument pure d'un champignon de lichen et, malgré de fort nombreux essais, nous n'y sommes pas encore arrivés. La culture pure de la gonidie présente moins de difficultés et ce sont des expériences sur des gonidies en culture pure que présente ce travail. Nous avions comme but principal la comparaison de quelques gonidies de différents types au point de vue de leur nutrition azotée et carbonée avec des algues des mêmes types, mais non gonidies. Il s'agissait de voir, en reprenant les idées d'Artari, s'il y a, entre gonidies et non gonidies, des différences telles qu'on en puisse déduire des renseignements sur la physiologie lichénique. Déjà Chodat[3] a trouvé que la plupart des algues sont plus vigoureuses si on leur fournit une nourriture organique et, si les gonidies se comportent de même, il n'y aura rien d'étonnant. Pour pouvoir tirer des conclusions sûres, il faut que les gonidies, pour l'azote et pour le carbone, se comportent différemment des algues semblables libres; et alors, si les gonidies assimilent plus facilement que les algues libres l'azote et le carbone sous la forme de combinaisons organiques, on est en droit d'en déduire que ces gonidies sont habituées à ce régime et sont, par conséquent, plus ou moins parasites sur le champignon qui leur fournit ces composés organiques; si elles assimilent moins facilement l'azote et le carbone organiques que les algues libres, il est probable qu'elles doivent assimiler l'anhydride carbonique et élaborer des albumines et alors peut-être en fournissent-elles une partie au champignon.

[1] Zopf. Über Nebensymbiose (Parasymbiose). *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XV (1897), 90.
[2] Tobler. Zur Biologie von Flechten und Flechtenpilzen. *Jahrbücher für wiss. Bot.*, 49 (1911).
[3] Chodat. Monographies d'algues en culture pure. *Matériaux pour la flore cryptogamique suisse*, VI, fasc. 2 (1913).

On a trouvé une dizaine de genres d'algues comme gonidies dans les lichens, mais il est utile de se rappeler que les appellations génériques et spécifiques des algologues et des lichénologues ne concordent pas toujours. Nous avons étudié un *Nostoc* (le *Polycoccus punctiformis* Ktz. des lichénologues), des *Cystococcus*, des *Stichococcus* et des *Coccomyxa* (le *Dactylococcus infusionum* des lichénologues non Næg.).

Toutes nos algues étaient en culture absolument pure, c'est-à-dire sans autre organisme dans la culture ; les unes se trouvaient déjà dans la collection de l'Institut Botanique, les autres ont été triées par nous d'après la méthode suivante déjà indiquée par Chodat[1] :

On lave soigneusement sous l'eau courante une petite portion du thalle du lichen et on la broie dans un mortier flambé contenant de l'eau stérilisée. Puis on examine sous le microscope une goutte de ce liquide et on compte approximativement le nombre d'algues qu'elle contient. Ensuite, on introduit au moyen d'une anse de platine un certain nombre de gouttes de ce liquide (selon la concentration) dans la première d'une série de quinze ou vingt éprouvettes contenant la première dix, les suivantes chacune cinq centimètres cubes d'eau stérile. On dilue de moitié le contenu de la première éprouvette en versant cinq centimètres cubes de son liquide dans la seconde, puis on dilue au quart, en versant cinq centimètres cubes du liquide de la seconde dans la troisième et ainsi de suite, de façon à ne plus avoir dans la dernière éprouvette qu'une algue par goutte d'eau, ce qu'on peut supposer d'après la concentration première et le nombre de dilutions. Pendant ce temps, on a rendu liquide à l'autoclave des milieux nutritifs de Detmer au tiers ayant la composition suivante :

Eau	1000
$Ca\ (NO_3)_2$	0,33
KCl	0,01
$Mg\ SO_4$	0,01
$KH_2\ PO_4$	0,01
$Fe\ Cl_3$	traces
Agar	15

et contenus dans des vases d'Erlenmeyer de cent centimètres cubes. On laisse refroidir ces milieux jusqu'à une température un peu supé-

[1] Chodat, (1913), l. c., 193.

rieure au point de solidification de l'agar et puis on les ensemence, en prélevant, au moyen de l'anse de platine, une ou deux gouttes des dernières éprouvettes.

Sur ces milieux peuvent apparaître bientôt des *Penicillium*, des levures, des Mucorinées, des *Fungi imperfecti*, des bactéries, etc., plus tard, des colonies d'algues épiphytes et les gonidies. On peut admettre que ces colonies d'algues proviennent chacune d'un seul individu. Les gonidies formeront ordinairement un plus grand nombre de colonies que les algues épiphytes. Si une colonie est bien isolée, on peut la prendre et un repiquage sur milieu sucré montrera si elle est bien libre d'autres organismes. Si ce n'est pas le cas, il faudra procéder à un second triage par dilution. La mise en culture pure d'une gonidie dure au moins deux mois, généralement plus longtemps.

CHAPITRE III

PARTIE EXPÉRIMENTALE

Nostoc Peltigeræ Letellier

N° 169 de la collection

Les Cyanophycées sont très souvent gonidies de lichens. On trouve, d'après Zahlbruckner[1], des Nostocacées chez certaines Pyrénidiacées, Collémacées, Pannariacées, Peltigéracées et Stictacées.

Nous avons isolé d'un *Peltigera* (soit *Peltigera canina*, soit *Peltigera horizontalis*, la détermination spécifique de l'échantillon a été malheureusement perdue), le *Nostoc* qui en est la gonidie. Il semble d'ailleurs que la détermination spécifique ait peu d'importance, car les spores des champignons des deux espèces s'y cramponnent en germant, quand on ensemence spores et *Nostoc* sur des plaquettes de porcelaine dégourdie qui trempent dans un liquide nutritif.

Il est difficile d'obtenir une culture pure de Cyanophycées et on[2] conseille ordinairement l'emploi de plaques de porcelaine dégourdie ou de milieux à silice pour faciliter le triage. Nous avons cependant réussi à obtenir ce *Nostoc* en culture absolument pure sur des milieux de Detmer au tiers sans sucre agarisés et simplement en repiquant à plusieurs reprises des extrémités en pleine croissance.

[1] Zahlbruckner. In Engler-Prantl : *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. 1. Teil, Abt. 1* (1898).

[2] Chodat et Goldfluss. Note sur la culture des Cyanophycées. *Bulletin de l'Herbier Boissier*. V, n° 11 (1897)

Assimilation azotée

Nous avons d'abord étudié l'assimilation azotée de notre algue. Pringsheim[1] a déjà fait de nombreuses expériences avec un *Nostoc* et trouvé que la nourriture azotée organique ne convient guère à ces Cyanophycées. Nous avons pu confirmer ses vues; en effet, si on remplace par de la peptone le nitrate de calcium qui se trouve dans le milieu de Detmer sucré, on constate que le *Nostoc* meurt dès que la concentration de peptone dépasse 0,1 % à la lumière comme à l'obscurité. Même de l'azote en combinaison organique plus simple, tel que le glycocolle, ne peut servir; l'algue pâlit et meurt sur un tel milieu. De même le *Nostoc* ne peut vivre sur un milieu de Detmer au tiers sucré et solidifié par de la gélatine, ni à la lumière, ni à l'obscurité. Il liquéfie fortement la gélatine; les cellules deviennent petites, jaunâtres et se désagrègent; la cyanophycine en sort et teinte en violet la gélatine liquéfiée. Tous ces phénomènes sont plus marqués à l'obscurité qu'à la lumière. Pringsheim nous dit que son *Nostoc* vit longtemps sur gélatine sans croître, il ne parle pas de liquéfaction. Ajoutons que l'azote ammoniacal a la même valeur que l'azote nitrique.

Assimilation carbonée

Les expériences entreprises pour étudier l'assimilation carbonée de notre *Nostoc* nous ont donné des résultats intéressants et fort inattendus. En général, les Cyanophycées ne peuvent guère se servir de sucre comme source de carbone. Bouilhac[2] a observé qu'une dose de glucose supérieure à 1 % faisait périr un *Nostoc punctiforme* qu'il étudiait.

Pringsheim, à propos de ses expériences déjà citées, dit, en parlant des monoses comme source de carbone, que le *Nostoc* ne profite guère de ces sucres; seuls le galactose et l'arabinose en faible concentration (0,05; 0,1; 0,2 %) ont un effet favorable, effet qui ne se fait sentir qu'après un temps assez long. Quant aux bioses et aux polyoses, il trouve que seulement le saccharose, le maltose, la dextrine et le glyco-

[1] Pringsheim. Kulturversuche mit chlorophyllführenden Microorganismen, III. Mitteilung. Zur Physiologie den Schizophyceen. *Cohn's Beitr. z. Biologie*, 12 (1914), 57.

[2] Bouilhac. *Recherches sur la végétation de quelques algues d'eau douce.* Thèse, Paris (1898).

gène, à des concentrations de 0,02 à 0,05 %, accélèrent faiblement après un certain temps la lente croissance du *Nostoc*. Pringsheim se servait de cultures liquides.

Chodat a également trouvé qu'une Oscillatoriée *(Oscillatoria amphibia)* qu'il a en culture pure, ne se développait pas sur les milieux sucrés.

Nos expériences avec le *Nostoc Peltigerae* ont donné des résultats tout autres. Cultivé d'abord comparativement sur un milieu de Detmer au tiers agarisé sans sucre et, sur le même milieu avec 2 % de glucose (miel), la quantité d'algues sur le milieu sans sucre était, après deux mois, beaucoup moins considérable que sur le milieu sucré (planche, fig. *A* et *B*). La grandeur et l'aspect des cellules, examinées au microscope, sont différents sur les deux milieux ; sans sucre, les cellules ont en moyenne 3 à 4 μ de longueur (planche, fig. *C* et *D*) et leur couleur est bleuâtre ; avec sucre, leur longueur est de 5 μ en moyenne, leur couleur plus jaune-vert et on voit souvent, dans ce cas, des granulations brillantes à l'intérieur des cellules. En général, la gaine est peu développée quand les cellules sont bien portantes.

Dans le thalle du lichen les cellules ont une longueur moyenne de 5 μ.

En étudiant l'influence de différents sucres à différentes concentrations, nous avons trouvé, après deux mois, que leur valeur était la suivante en ordre décroissant :

glucose	2 %
glucose	1 %
maltose	1 %
saccharose	1 %
galactose	1 %
maltose	2 %
saccharose	2 %
galactose	2 %

Ce n'est guère que dans les deux derniers cas où le développement n'est pas favorisé par le sucre.

Après cinq mois cet ordre change et nous avons constaté que :

Sur maltose 1 % et saccharose 1 %, la couleur est normale et la croissance très vigoureuse.

Sur glucose 1 %, la croissance est arrêtée et la couleur jaunit.

Sur galactose 1 %, la décoloration croît.

Sur glucose 2 %, maltose 2 %, saccharose 2 % et galactose 2 %, la décoloration est complète.

Il en résulte qu'au moins pendant deux à trois mois, le *Nostoc Peltigeræ* non seulement supporte, mais profite de quantités de monoses et de bioses beaucoup plus fortes que celles que supportent les Cyanophycées en général. Ajoutons que, même après six à sept mois, les sucres plutôt difficilement assimilables en faible concentration (maltose 1 %, saccharose 1 %), entretiennent une croissance bien plus active que dans le cas où l'algue est réduite à l'assimilation de l'anhydride carbonique seul. Ce sont les plus vigoureuses cultures que nous ayons jamais obtenues.

Le pouvoir de croître à l'obscurité dépend évidemment de la facilité avec laquelle une algue supporte le sucre.

Bouilhac a pu cultiver son *Nostoc* à l'abri de toute lumière, mais il trouve qu'une température de 30° est indispensable dans ce cas.

Pringsheim n'a pas réussi à cultiver son espèce à l'obscurité complète.

Nous avons essayé de cultiver notre *Nostoc*-gonidie à l'obscurité, sur un milieu sucré, à la température ordinaire et avons constaté que la croissance y est beaucoup plus lente qu'à la lumière; mais, qu'après cinq mois, la colonie couvre presque toute la surface du milieu de culture. Examinées au microscope, les cellules sont de grandeur et de couleur normales, leur gaine est cependant fortement développée.

Nous avons encore essayé de cultiver cette algue dans un milieu liquide. Le *Nostoc* y forme d'abord un voile vert, mais supporte mal ce milieu. Après quelques mois, le voile cesse de croître et blanchit; la cyanophycine, sortie des cellules mortes, donne alors une magnifique couleur bleue à fluorescence rouge au liquide.

Ces expériences de nutrition nous ont donc appris que la nourriture azotée doit être présentée au *Nostoc* sous une forme inorganique comme aux autres Cyanophycées étudiées à ce point de vue. Cependant, le fait qu'il possède des ferments protéolytiques lui permettant de liquéfier la gélatine, indique une tendance parasitique et, par sa préférence pour la nourriture sucrée, le *Nostoc Peltigeræ* se montre franchement plus parasite que les autres algues bleues pour le carbone.

Influence de différentes radiations lumineuses

Pour terminer l'étude de cette Cyanophycée, nous voudrions encore mentionner quelques expériences entreprises au sujet d'une question posée par Gaidukow : l'influence de différentes radiations lumineuses

Library
N. C. State College

sur la coloration des Cyanophycées. Gaidukow[1], comme résultat de ses expériences sur des Oscillariées, avait formulé la loi de « l'adaptation chromatique complémentaire », c'est-à-dire qu'une lumière donnée fait prendre à ces algues une couleur complémentaire et cela parfois après deux semaines déjà. Ce changement permet à l'algue de se servir comme source d'énergie de radiations lumineuses très différentes et l'utilité de cette adaption est évidente.

Magnus et Schindler[2], ayant repris la question, n'ont pas constaté cette adaptation chromatique complémentaire. Ils ont vu, par contre, que les radiations rouges sont plus avantageuses que les radiations bleues. De plus, ils attribuent à un manque d'azote du milieu nutritif, le changement de couleur, en particulier l'apparition de la couleur jaune qui se produit souvent et indépendamment d'une variation de la lumière incidente. Selon ces auteurs, les cellules, en devenant jaunes, assimilent moins l'anhydride carbonique et il y a moins grand déséquilibre entre la quantité de carbone et d'azote à leur disposition.

Chodat et Lagowska[3] ont également fait des expériences dans ce sens avec des cultures pures d'*Oscillatoria amphibia* et les résultats ont été négatifs.

Pringsheim, dans ses expériences sur les Cyanophycées, n'a pas non plus pu observer une adaptation chromatique complémentaire.

Il était intéressant de voir comment se comporterait notre *Nostoc* vis-à-vis de différentes radiations, d'une part, en le cultivant sans sucre, c'est-à-dire en le forçant d'assimiler l'anhydride carbonique et de changer peut-être de couleur pour trouver l'énergie nécessaire à l'assimilation; d'autre part, en le cultivant sur sucre, dans quel cas aucun changement ne devait se produire. Les essais et les résultats furent les suivants :

1. *Sous une cloche de Senebier à bichromate de potassium*

a) Culture sur milieu de Detmer au tiers agarisé sans sucre: développement assez bon, couleur normale.

b) Sur le même milieu avec sucre: développement nul, la colonie pâlit.

[1] Gaidukow. Über den Einfluss farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarien. *Scripta botanica horti Universit. petropolitanae*, XXII (1903) et Weitere Untersuchungen über den Einfluss farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarien. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XXI (1903).

[2] Magnus et Schindler. Über den Einfluss der Nährsalze auf die Färbung der Oscillarien. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XXX (1912).

[3] Chodat et Lagowska. Les Pigments des Végétaux. *Archives des Sciences physiques et naturelles*, XXXIV (1912).

II. *Sous une cloche de Senebier à sulfate de cuivre ammoniacal*

a) Culture sur milieu de Detmer au tiers agarisé sans sucre : développement nul, la couleur pâlit.

b) Sur le même milieu avec sucre : développement très faible ; la couleur pâlit.

III. Nous avons en outre cultivé le *Nostoc* sur des milieux sucrés dans des flacons d'Erlenmeyer enduits à l'extérieur d'une couche de gélatine colorée.

a) Si la couleur est très faible (rose ou bleu pâle), la grandeur et la couleur des colonies est à peu près la même que dans un Erlenmeyer témoin incolore ; cependant les cellules dans l'Erlenmeyer rose sont moins régulières et leur gaine est plus développée que dans l'Erlenmeyer bleu pâle.

b) Si la couleur est foncée (bleu, rouge ou vert), il n'y a aucun développement. Dans les Erlenmeyer bleu et rouge, il y a décoloration complète (peut-être dans le bleu un peu moins vite que dans le rouge), dans l'Erlenmeyer vert, la couleur reste à peu près normale.

Ces expériences étaient difficiles à interpréter et nous pensions les compléter en faisant des essais analogues avec une algue verte, le *Stichococcus bacillaris* Næg. (n° 16 de la collection). Nous avons obtenu les résultats suivants après un mois :

I. *Obscurité.*

Milieu de Detmer au tiers agarisé avec sucre. Diamètre des colonies environ six millimètres.

II. *Cloche de Senebier à bichromate de potassium*

a) Milieu sans sucre. Diamètre des colonies, 2 à 3 millimètres.

b) Milieu avec sucre. Taille des colonies comme à l'obscurité, couleur un peu plus pâle.

III. *Cloche de Senebier à sulfate de cuivre ammoniacal*

a) Milieu sans sucre. Taille environ la moitié de celle sous la cloche à bichromate (II a).

b) Milieu avec sucre. Taille environ le double de celle sous la cloche à bichromate (II b), couleur un peu plus pâle que celle en lumière blanche (IV b).

IV. *Lumière blanche*

a) Milieu sans sucre. Taille un peu plus considérable que celle sous la cloche à bichromate (II a), couleur légèrement plus foncée.

b) Milieu avec sucre. Taille environ le double de celle sous la cloche à bichromate (II b).

De ces expériences on peut déduire les faits suivants :

1. En tout cas, le *Nostoc* ne présente pas d'adaptation chromatique complémentaire.

2. Sur les milieux avec sucre, où la radiation n'intervient pas pour l'assimilation du carbone et où son effet est cependant très marqué, elle doit agir sur l'assimilation de l'azote et il y a lieu de rappeler les expériences de Laurent, Marchal et Carpiaux[1] qui ont montré qu'il n'y a pas d'assimilation d'azote nitrique par les feuilles vertes (de l'*Acer negundo*) sous des solutions de bichromate de potassium, mais que cette assimilation est très active sous une solution de sulfate de cuivre ammoniacal. Nos résultats concordent tout à fait avec ceux-ci pour le *Stichococcus*. Pour le *Nostoc*, il semble aussi que les radiations bleu-vertes valent un peu mieux que les rouges, mais la croissance sous ces radiations n'est pas comparable à celle en lumière blanche ; l'assimilation de l'azote nitrique par les algues bleues serait-elle régie par d'autres lois que cette assimilation par les organes à chlorophylle seule ?

3. Sur les milieux sans sucre, nous devons, d'après ce qui vient d'être dit, tenir compte de l'effet de la radiation, tant sur l'assimilation du carbone que sur celle de l'azote. L'assimilation du carbone se fait mieux sous les rayons à grande longueur d'onde, l'assimilation de l'azote sous les rayons à courte longueur d'onde ; donc, la lumière blanche, qui contient tous les rayons, est la plus favorable et, en effet, les expériences montrent que la taille du *Nostoc* et du *Stichococcus* est toujours plus considérable à la lumière blanche que sous des verres colorés ; cependant, dans les deux cas aussi, nous voyons que la lumière rouge vaut mieux que la lumière bleue, ce qui veut dire qu'une plus faible

[1] Laurent, Marchal et Carpiaux. Recherches expérimentales sur l'assimilation de l'azote ammoniacal et de l'azote nitrique par les plantes supérieures. *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, XXXII (1896), 815.

assimilation de l'azote nitrique est moins préjudiciable au développement de ces algues qu'une mauvaise assimilation de l'acide carbonique. Nous avons vu plus haut que Magnus et Schindler avaient également constaté que sous les rayons rouges le développement était meilleur que sous les rayons bleus.

Nous n'avons malheureusement pas pu approfondir ce problème de l'influence de la radiation sur l'assimilation de l'azote, qui est d'un grand intérêt général et qui trouve aussi son application aux lichens. Car, depuis les belles recherches de Zukal[1], on sait que les lichens colorés ne laissent passer à l'état humide que les radiations de leur propre couleur. Cet auteur a trouvé que les rayons rouge-orangés et jaunes sont les plus favorables aux gonidies vertes, ensuite les rayons brunâtres et bleuâtres. Il se peut, dit-il, que certaines radiations aient une influence sur les phénomènes de la synthèse. Il n'a pas examiné l'influence sur les gonidies à cyanophycine. Peut-être que les quelques expériences que nous avons faites en appelleront d'autres qui éclairciront cette question encore mal connue. Ajoutons pour mémoire que, d'après Laurent, Marchal et Carpiaux, la radiation n'influe pas sur l'assimilation de l'azote ammoniacal et que Palladine[2], en étudiant la régénération des matières protéiques provenant de combinaisons organiques azotées, renfermées dans les feuilles étiolées, et de saccharose, a trouvé que cette régénération s'effectue plus énergiquement à la lumière qu'à l'obscurité et, de plus, que la seconde moitié du spectre (bleue) est plus active que la première (jaune).

Les Cystococcus

Le *Cystococcus Xanthoriæ parietinæ* Letellier
N° 149 de la collection

Dans le plus grand nombre de lichens, on trouve, comme gonidies, des *Cystococcus*, le *Cystococcus humicola* Næg. des lichénologues.

Déjà Chodat et Korniloff[3] se sont demandés si vraiment on avait toujours à faire à la même espèce de *Cystococcus*. Ils ont étudié les

[1] Zukal. Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten. *Sitzungsber. der math. naturwiss. Klasse d. Kaiser. Akad. d. Wiss.*, CV, III, Vienne (1896), 214.

[2] Palladine. Influence de la lumière sur la formation des matières protéiques actives. *Revue générale de botanique*, IX, n° 123 (1899).

[3] Chodat. Monographies d'algues en culture pure (1913), 194.

Cystococcus de différentes espèces de *Cladonia* (*Cladonia furcata, Cladonia pyxidata, Cladonia fimbriata*) et ont trouvé des différences dans la morphologie coloniale et dans la physiologie de ces algues, mais ces différences étaient petites; on était en présence de races différentes.

Nous avons isolé le *Cystococcus* gonidie du *Xanthoria parietina* pour pouvoir étudier un *Cystococcus* provenant d'un lichen d'une famille différente. Sous le microscope, on ne saurait guère le distinguer des

Fig. 1. — **Cystococcus Xanthoriæ parietinæ** Let., sur milieu de Detmer au tiers agarisé, sans sucre; le trait = 50 μ.

gonidies extraites des différents *Cladonia* (fig. 1). Les cellules sont sphériques avec un diamètre d'environ 13 μ en moyenne, sur milieu non sucré; leur taille et à peu près la même dans le thalle du lichen. Le chromatophore est également sphérique, grand, massif, à échancrure latérale et à surface granulée. Le pyrénoïde se voit assez difficilement. On rencontre de nombreux mégasporanges et microsporanges et l'algue peut former des zoospores.

Mais la colonie du *Cystococcus Xanthoriæ parietinæ* diffère de celles des *Cystococcus* extraits des *Cladonia* et ressemble beaucoup à celle du

Cystococcus maximus Chod., dans le cas où les deux algues sont cultivées sur des milieux de Detmer au tiers sucrés et agarisés. Cependant, les cellules du *Cystococcus maximus* sont différentes de celles du *Cystococcus Xanthoriæ parietinæ* par leur plus grande taille et la tendance qu'elles ont à former des groupes botryoïdes. Nous pouvons donc déduire qu'il y a des différences de même valeur (des différences de race) entre les *Cystococcus* gonidies de différentes espèces d'un même genre de lichen et les *Cystococcus* gonidies de deux genres de familles différentes.

Rappelons maintenant quelques-unes des nombreuses études dont la gonidie du *Xanthoria parietina* a fait l'objet et le but des expériences que nous avons entreprises avec différents *Cystococcus* en sera plus clair.

Artari[1] admettait que la gonidie du *Xanthoria parietina* était semblable, morphologiquement, à une algue libre, le *Chlorococcum infusionum* Menegh. et que la gonidie s'en distinguait physiologiquement par sa préférence pour l'azote organique, d'où son explication des rapports entre algues et champignons des lichens.

Cependant Treboux[2] reconnut qu'il n'y a nullement identité morphologique entre le *Cystococcus humicola* Næg. et le *Chlorococcum infusionum* Menegh. Il indiqua en outre que le *Cystococcus*-gonidie se comporte, au point de vue nourriture azotée et carbonée, comme le *Cystococcus* libre et que l'azote, sous forme de sels ammoniacaux, leur convient même mieux que la peptone.

D'autre part, Kornilоff[3] trouva que les colonies des *Cystococcus Cladoniæ pyxidatæ* et *Cystococcus Cladoniæ furcatæ* étaient plus grandes avec la peptone comme source d'azote, qu'avec le chlorure d'ammonium et, dans le même ordre d'idées, que le développement est meilleur sur les milieux gélatinisés que sur les milieux solidifiés par de l'agar; en d'autres termes, que les gonidies préfèrent l'azote organique.

Il s'agissait donc de voir si les *Cystococcus*-gonidies et les *Cystococcus* libres que nous avions à notre disposition, montraient ces différences physiologiques trouvées par Artari et niées par Treboux. Dans la collection de l'Institut botanique se trouvent sept *Cystococcus*, dont cinq gonidies (quatre gonidies de différents *Cladonia* et la gonidie du *Xan-*

[1] Artari. Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grünen Algen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XX (1902), 172.

[2] Treboux. Die freilebende Alge und die Gonidie *Cystococcus humicola* in Bezug auf die Flechtensymbiose. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XXX (1912), 69.

[3] Kornilоff. Expériences sur les gonidies des *Cladonia pyxidata* et *Cladonia furcata*, Thèse, Genève (1913).

thoria parietina) et deux épiphytes (le *Cystococcus maximus* Chod. et le *Cystococcus cohærens* Chod.). Il est possible que les deux algues, qui étaient épiphytes au moment où on les a récoltées, soient parfois gonidies de lichens; cependant, on remarque que les cinq gonidies se ressemblent beaucoup par la taille de leurs cellules, tandis que, parmi les deux épiphytes, le *Cystococcus maximus* a des cellules beaucoup plus grandes, le *Cystococcus cohærens*, des cellules beaucoup plus petites.

Assimilation azotée

Nous avons d'abord cherché s'il y a une différence entre les gonidies et les épiphytes au point de vue de l'utilisation de l'azote organique sous forme de peptone et nous avons ensemencé quatre algues (*Cysto-*

Fig. 2. — **Cystococcus Xanthoriæ parietinæ** Let., sur milieu de Detmer au tiers agarisé et sucré, contenant 1 % de peptone; culture âgée de six mois; le trait = 50 μ.

coccus Xanthoriæ parietinæ, *Cystococcus Cladoniæ pyxidatæ*, *Cystococcus cohærens*, *Cystococcus maximus*), sur des milieux de Detmer au tiers sucrés et agarisés et contenant de 0,1 à 1 % de peptone à la place du nitrate de calcium, les uns exposés à la lumière, les autres placés à l'obscurité. Nous avons trouvé que pour le *Cystococcus Xanthoriæ parie-*

tinæ, *Cystococcus Cladoniæ pyxidatæ* et *Cystococcus cohærens*, la peptone favorise la croissance et cela proportionnellement à sa quantité dans les limites de l'expérience; que la croissance est à peu près la même à la lumière et à l'obscurité et que la couleur des colonies est toujours un peu plus foncée à la lumière. Par contre, le *Cystococcus maximus* peut moins facilement utiliser la peptone; ses colonies sont toujours plus petites que celles des autres algues (planche, fig. *E*) ce qui n'est pas le cas sur des milieux à nitrate; cependant leur taille augmente avec le pourcentage en peptone. La figure 2 montre en outre que les cellules

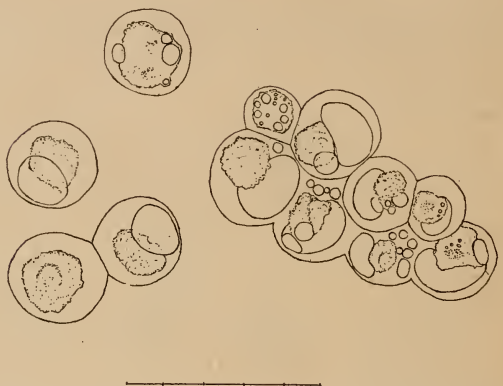


Fig. 3. — **Cystococcus maximus** Chod., sur milieu de Detmer au tiers agarisé et sucré contenant 1 % de peptone; culture âgée de six mois; le trait = 50 μ.

du *Cystococcus Xanthoriæ parietinæ* ont un aspect assez normal sur les milieux à peptone; la figure 3 montre que celles du *Cystococcus maximus* sont malades sur ces milieux; que leur chromatophore est ratatiné et qu'on y voit de grosses gouttes réfringentes.

Nous avons également cultivé ces quatre algues sur des milieux de Detmer au tiers sucrés et solidifiés par la gélatine. Les expériences ont été faites à la lumière et à l'obscurité. En examinant les cultures après trois mois, on voit que les *Cystococcus* libres ne liquéfient pas la gélatine; la gonidie du *Xanthoria parietina* liquéfie très fortement; le

Cystococcus Cladoniæ pyxidatæ, moins fortement. La colonie du *Cystococcus maximus* se fait remarquer par sa petite taille à l'obscurité, les autres colonies ont à peu près les mêmes dimensions à la lumière et à l'obscurité. Les colonies sont un peu plus pâles à l'obscurité qu'à la lumière.

Pour terminer la question de l'azote, il nous restait encore à comparer la valeur de l'azote peptique et de l'azote ammoniacal pour examiner l'affirmation de Treboux[1] que l'azote ammoniacal convenait mieux que l'azote peptique aux gonidies du *Xanthoria parietina*. Nous avons cultivé le *Cystococcus Xanthoriæ parietinæ* et le *Cystococcus maximus* sur des milieux de Detmer au tiers sucrés et agarisés, contenant une même quantité d'azote sous forme soit de peptone, soit de chlorure d'ammonium. Ces expériences ont montré qu'après un mois, la colonie du *Cystococcus Xanthoriæ parietinæ* est plus développée sur peptone et, qu'au contraire, celle du *Cystococcus maximus* est plus vigoureuse sur le chlorure d'ammonium. Il est donc clair que le *Cystococcus Xanthoriæ parietinæ* préfère la peptone aux autres sources d'azote et nous ne pouvons, sur ce point, confirmer les résultats de Treboux.

Assimilation carbonée

Nous avons encore étudié l'assimilation carbonée de quelques *Cystococcus* en voulant vérifier les expériences de Treboux[2] mentionnées au début de ce travail. Cet auteur avait trouvé que beaucoup d'algues vertes peuvent vivre à l'obscurité complète, à condition d'avoir à leur disposition des acides organiques. Les partisans de l'idée que les gonidies sont plus ou moins parasites, ont alors naturellement pensé que ces gonidies, tout particulièrement, devaient pouvoir se servir des acides organiques et Tobler[3] avait été conduit par des expériences, à conclure que dans le *Xanthoria parietina* le champignon nourrissait l'algue avec de l'oxalate de calcium.

Kornilоff[4] a essayé la valeur de l'acétate, du tartrate et du citrate de potassium comme source de carbone, ajoutés à des milieux de Det-

[1] Treboux. Die freilebende Alge und die Gonidie *Cystococcus humicola* in Bezug auf die Flechtensymbiose. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XXX (1912), 69.

[2] Treboux. Organische Sauren als Kohlenstoffquelle bei Algen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XXIII (1905), 432.

[3] Tobler. Das physikalische Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XXVII (1909), 421.

[4] Kornilоff. (1913), l. c.

mer au tiers agarisés, pour la culture du *Cystococcus Cladoniæ pyxidatæ* et du *Cystococcus Cladoniæ furcatæ*. Les milieux convenaient très mal aux cultures qui ne périrent pas, mais dont le développement se fit avec une extrême lenteur.

Nous avons fait des expériences comparatives avec ces deux gonidies de *Cladonia* et le *Cystococcus cohærens* (malheureusement, au moment de l'expérience, nous n'avions pas encore isolé le *Cystococcus Xanthoriæ parietinæ*, mais il est bien probable qu'il se serait comporté comme les autres *Cystococcus*) sur des milieux agarisés contenant du glucose, de l'acétate ou de l'oxalate de potassium ou pas de carbone. Nous avons eu soin de laver aux acides et aux bases notre agar et d'employer, au lieu de milieux de Detmer, un milieu indiqué par Treboux lui-même et contenant :

$(NH_4)_2\ SO_4$	0,033 %
$K_2\ HPO_4$	0,01 %
$Mg\ SO_4 + 7\ H_2O$	0,0025 %
$K_2\ SO_4$	0,0025 %
$Fe\ SO_4 + 7\ H_2O$	0,0005 %

plus une quantité de glucose, d'acétate ou d'oxalate de potassium, contenant 0,025 de carbone ; d'autres milieux, comme nous l'avons dit, ne contenaient pas de carbone. Ces expériences ont été faites à la lumière et à l'obscurité. Les résultats furent les suivants : le glucose est de beaucoup la source de carbone la plus favorable, à la lumière comme à l'obscurité ; l'acétate et l'oxalate empêchent le développement à la lumière (car les colonies, sur ces milieux, sont plus petites qu'avec l'anhydride carbonique seul) et ne provoquent aucun développement à l'obscurité ; le développement est faible avec l'anhydride carbonique seul à la lumière. Les trois algues se sont comportées de la même manière. Ces résultats montrent clairement que les acides organiques ne peuvent servir de source de carbone à nos *Cystococcus* et que si les gonidies sont parasites pour le carbone, il faut que le champignon le leur fournisse sous une forme plus complexe, sous forme de sucre par exemple.

Résumons ce que nos expériences sur les *Cystococcus* nous ont appris.

1. Dans les lichens à *Cystococcus*-gonidies, ces *Cystococcus* sont des races différentes.

2. La facilité avec laquelle différents *Cystococcus* assimilent la peptone n'est pas un caractère permettant de distinguer gonidies et algues libres ;

en effet, les gonidies supportent bien la peptone et le *Cystococcus maximus* préfère l'azote inorganique, mais le *Cystococcus cohærens* se comporte comme les gonidies. Ce résultat peut expliquer des observations contradictoires, car, en comparant le *Cystococcus Xanthoriæ parietinæ* au *Cystococcus maximus,* on conclurait, comme Artari, qu'il y a une différence fondamentale dans leur manière de se nourrir ; en comparant le *Cystococcus Xanthoriæ parietinæ* au *Cystococcus cohærens,* on conclurait, comme Treboux, qu'il n'y en a pas.

3. Les gonidies semblent avoir en commun de pouvoir liquéfier la gélatine.

4. Les acides organiques ne peuvent servir d'aliment, ni aux *Cystococcus*-gonidies, ni aux *Cystococcus* libres.

Les Stichococcus

Stichococcus Coniocybes Letellier
(N° 135 de la collection)

Les *Stichococcus* sont rarement gonidies des lichens, on en trouve cependant chez les Caliciacées par exemple. Nous avons pu comparer

Fig. 1. — **Stichococcus Coniocybes** Let., sur milieu de Detmer au tiers agarisé sans sucre : le trait = 50 μ.

différents *Stichococcus* libres avec un *Stichococcus* gonidie du *Coniocybe furfuracea,* isolé il y a quelques années par Mademoiselle Dr Rayss.

Les cellules de cette espèce, quand on la cultive sur des milieux de Detmer au tiers sans sucre, sont des bâtonnets droits ou légèrement

arqués, d'une longueur de 6 à 9 μ et d'une largeur de 3 μ en moyenne et on voit bien le chromatophore en forme de plaque sur un des côtés de la cellule (fig. 4). Si le milieu est sucré, les bâtonnets sont un peu plus grands et contiennent des gouttelettes réfringentes. Les colonies, sur ce même milieu, forment des disques brillants, verts, atteignant un diamètre de douze millimètres après quatre mois. Quand elles pâlissent, on voit des stries rayonnantes foncées sur les disques d'un vert plus clair. Dans le thalle du lichen, l'algue a environ 5 μ de longueur.

Neubner[1] fut le premier à étudier les gonidies des Caliciacées. Il trouva trois espèces d'algues comme gonidies chez ces lichens, le *Cystococcus humicola*, le *Pleurococcus vulgaris* et le *Stichococcus bacillaris*. Ses observations l'ont amené à des conclusions assez curieuses : il pense que les *Pleurococcus* se transforment dans le thalle de ces lichens en *Stichococcus* sous l'influence mécanique des hyphes; celles-ci sont placées parallèlement les unes aux autres et, comprimant latéralement les *Pleurococcus* sphériques et les forçant à se diviser toujours dans le même sens, produisent finalement une file de cellules cylindriques, c'est-à-dire des *Stichococcus*. Par conséquent, il faudrait ranger les *Pleurococcus* et les *Stichococcus* dans un même genre. Neubner nous informe encore qu'en dehors du thalle, les *Stichococcus* peuvent redevenir des *Pleurococcus* ou bien rester des *Stichococcus* et que, dans ce dernier cas, nous sommes en présence d'un bel exemple d'hérédité des caractères acquis. Fünfstück et Zahlbruckner[2] admettent également cette théorie et le premier rapproche cette mécanomorphose de celle qui produit les gonidies hyméniales.

Cependant, les *Pleurococcus* semblent assez éloignés systématiquement des *Stichococcus* et il n'est guère possible d'admettre pareille transformation d'un genre en un autre, d'après nos conceptions actuelles.

Les auteurs appellent généralement *Stichococcus bacillaris* Næg. la gonidie des lichens à *Stichococcus*. Mais notre plante n'est pas la même que le *Stichococcus bacillaris*. Nous verrons qu'il y a de grandes différences physiologiques entre ces deux algues et il y en a aussi de morphologiques. En effet, les cellules du *Stichococcus bacillaris* sont, en général, plus courtes et plus larges que celles du *Stichococcus Coniocybes* sur milieu sans sucre; les colonies du *Stichococcus bacillaris* sont

[1] Neubner. Beiträge zur Kenntniss der Calicieen. *Flora* (1883).
[2] Fünfstück et Zahlbruckner. In Engler-Prantl : *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, I. Teil, Abt. 1* (1898), 17 et 79.

plus grandes que celles du *Stichococcus Coniocybes* et jaunissent plus vite sur milieu sucré en commençant par la périphérie (examen après quatre mois).

Assimilation azotée

Artari[1] a fait des expériences avec le *Stichococcus bacillaris* et a vu que cette algue peut se nourrir tout aussi bien de nitrate d'ammonium que de peptone. Il n'a pas étudié de *Stichococcus*-gonidies, mais il suppose que, dans ce cas, on observerait une préférence pour la peptone d'après sa théorie que les gonidies se distinguent des algues libres semblables par leur préférence pour la peptone.

Pour examiner cette idée, nous avons comparé à la gonidie quatre *Stichococcus* libres.

Stichococcus dubius Chod.	(N° 59 de la collection)
Stichococcus bacillaris Næg.	(N° 16 »)
Stichococcus minor Chod.	(N° 17 »)
Stichococcus viscosus Let.	(N° 140 »)

Les cultures ont été faites sur des milieux de Detmer au tiers sucrés et agarisés contenant de 0,1 à 1 % de peptone, placés soit à la lumière, soit à l'obscurité, avec les résultats suivants : la taille des colonies est à peu près la même à la lumière et à l'obscurité et 0,5 % de peptone est la concentration la plus favorable. La couleur augmente avec le pourcentage en peptone et est, comme toujours, un peu plus foncée à la lumière qu'à l'obscurité. Sur tous les milieux, les colonies du *Stichococcus dubius* et du *Stichococcus bacillaris* sont beaucoup plus grandes que les trois autres colonies qui ont à peu près la même taille (planche, fig. *F*). Cependant, sur les milieux où l'azote est fourni par un nitrate, les colonies des cinq *Stichococcus* sont à peu près de la même grandeur (la colonie du *Stichococcus bacillaris* est un peu plus grande que les autres). Le diamètre des colonies sur ce milieu est, pour les *Stichococcus dubius* et *Stichococcus bacillaris*, plus petit que sur les milieux à peptone ; pour les *Stichococcus Coniocybes*, *Stichococcus minor* et *Stichococcus viscosus*, plus grand que sur les milieux à peptone.

[1] Artari. Zur Ernährungsphysiologie der grünen Algen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XIX (1901), 7.

La déformation des cellules du *Stichococcus Coniocybes* (fig. 5) par ces milieux montre bien que cette gonidie supporte mal la peptone.

Sur les milieux gélatinisés, le *Stichococcus dubius* et le *Stichococcus bacillaris* se distinguent de la même manière par la grandeur de leurs colonies. Nous avons enfin comparé la croissance du *Stichococcus*

Fig. 5. — **Stichococcus Coniocybes** Let., sur milieu de Detmer au tiers agarisé et sucré, contenant 1% de peptone; culture âgée de six mois; le trait = 50 μ.

bacillaris sur milieux à azote ammoniacal (NH_4Cl) à celle sur milieu à peptone. La taille de la colonie sur les deux milieux est à peu près la même; ceci confirme l'expérience d'Artari qui avait trouvé que le nitrate d'ammonium avait la même valeur que la peptone.

Ces expériences sur les *Stichococcus* nous montrent donc que dans ce genre quelques espèces qui ne sont pas des gonidies se distinguent d'autres espèces dont une est gonidie par la facilité avec laquelle elles absorbent la peptone et nous pouvons en tirer la même conclusion que de nos essais avec les *Cystococcus*, à savoir que l'assimilation de la peptone n'est pas un caractère permettant de distinguer gonidies et algues libres.

Les Coccomyxa

Des *Coccomyxa* sont les gonidies d'un certain nombre de lichens, en particulier de la famille des Peltigéracées.

Nos expériences ont porté sur la comparaison de l'assimilation azotée et carbonée de quelques espèces dont trois sont des gonidies de *Solorina* (fig. 6), les autres des *Coccomyxa* libres.

Fig. 6. — **Coccomyxa Solorinæ saccatæ** Chod. sur milieu de Detmer au tiers agarisé, sans sucre; le trait = 50 μ.

Déjà Chodat[1] a indiqué que les *Coccomyxa* isolés de lichens sont, de tous les *Coccomyxa* de diverses provenances, ceux qui gardent avec le plus de ténacité la couleur verte de leurs cellules lorsqu'on les cultive en présence de matières organiques. Si les autres *Coccomyxa* blanchissent à la longue sur des milieux sucrés, cela n'est cependant pas un signe de dégénérescence, puisque la croissance reste très active, mais indique probablement une disproportion entre l'azote et le carbone à leur disposition. Dans ce cas, les algues absorbent beaucoup de carbone

[1] Chodat. Monographies d'algues en culture pure (1913, 224.

facilement assimilable et la production de la chlorophylle, devenue moins utile, est ralentie par le manque relatif de substances azotées qui toutes sont employées pour former du protoplasma.

Assimilation azotée

Pour l'étude de l'assimilation azotée, nous avons d'abord cultivé neuf espèces, dont trois gonidies, sur des milieux de Detmer au tiers sucrés, solidifiés par de la gélatine, à la lumière et à l'obscurité. Nous avons constaté que les colonies des trois gonidies ont commencé par blanchir; puis elles sont redevenues aussi vertes que les autres après quatre à cinq semaines à la lumière, après neuf à dix semaines à l'obscurité. Le verdissement commençait à l'intérieur du milieu.

Nous avons ensuite cultivé les trois gonidies avec deux *Coccomyxa* libres sur des milieux de Detmer au tiers sucrés où l'azote était fourni par de la peptone à raison de 0,1 à 1 %, avec les résultats suivants : la grandeur des colonies est à peu près la même à la lumière et à l'obscurité ; elle augmente proportionnellement à la quantité de peptone et les colonies des gonidies sont toujours un peu plus petites que les autres, surtout sur les milieux à fortes doses de peptone.

Assimilation carbonée

Nous avons ensuite étudié comparativement l'assimilation du carbone de ces neuf espèces en les cultivant sur des milieux de Detmer au tiers, agarisés, contenant 2 % d'un des hydrates de carbone suivants : galactose, saccharose, maltose ou glucose. Après quatre mois, toutes les colonies sont d'un même vert foncé sur le galactose. La couleur est la même que sur un milieu ne contenant pas de carbone, mais les colonies sont plus grandes. Chodat[1] indique que ses expériences lui ont toujours montré que le galactose, probablement à cause de sa configuration stéréochimique, se comporte autrement que les autres sucres et ne diminue pas la production de la chlorophylle. Avec les autres sucres,

[1] Chodat. (1913), l. c., 99.

glucose, maltose et saccharose, après plusieurs mois, on voit bien la tendance des gonidies à conserver la couleur verte plus longtemps que les autres *Coccomyxa*. Il semble donc que, dans ce cas, les gonidies se servent moins de ces sucres que les algues libres et sont donc moins saprophytes qu'elles.

Il résulte de ces expériences que les *Coccomyxa*-gonidies sont plutôt moins parasites que les *Coccomyxa* d'autre provenance. Elles supportent mal la gélatine au début, semblent moins bien pouvoir se nourrir de peptone et assimilent moins facilement le sucre que les *Coccomyxa* libres. Il est très intéressant de voir que sur tous les milieux les gonidies forment toujours un groupe à part.

CHAPITRE IV

CONCLUSIONS

Les résultats de nos recherches peuvent se résumer ainsi : nous avons trouvé que :

a) le *Nostoc Peltigeræ* se distingue des Cyanophycées libres étudiées jusqu'ici, par son pouvoir d'assimiler facilement différents sucres et par ses ferments protéolytiques.

b) Parmi les *Cystococcus*, les gonidies de différents genres de lichens sont des races différentes ; elles assimilent de préférence la nourriture organique ; les *Cystococcus* libres peuvent se comporter de même ou préférer une nourriture azotée inorganique.

c) Les *Stichococcus* gonidies semblent moins parasites que certains *Stichococcus* libres pour leur nutrition azotée.

d) Dans le groupe des *Coccomyxa*, les gonidies préfèrent une nourriture inorganique tant carbonée qu'azotée.

Nous croyons pouvoir, de ces faits, tirer les conclusions suivantes :

1. Il n'existe aucun caractère distinctif constant entre les gonidies et les algues semblables libres. Tantôt ce sont les gonidies, tantôt les algues libres qui préfèrent une nourriture organique, ce qui montre clairement que les rapports physiologiques entre champignons et algues des lichens ne sont pas toujours les mêmes et ne peuvent se résumer en un mot tel que *hélotisme, consortium*, etc.

Même les conclusions sur ces rapports, tirées du substratum où vit le lichen, ne sont pas toujours exactes. En effet, il est tout naturel de penser que dans les lichens enfoncés dans la pierre et où le champignon

ne trouve guère de substance organique, c'est l'algue qui est le fournisseur principal de carbone. Cette supposition a d'ailleurs trouvé un appui expérimental dans une étude faite par Chodat[1] sur le *Coccobotrys* gonidie du *Verrucaria nigrescens*, qui a montré que cette gonidie de lichen saxicole ne supporte pas les milieux sucrés; elle se multiplie d'une façon exagérée sur ces milieux, mais se décolore déjà au bout de deux mois et meurt. De même que certaines plantes calcifuges ne supportent pas les milieux calcaires parce qu'elles y absorbent trop de calcaire, de même cette algue meurt sur les milieux sucrés parce qu'elle absorbe trop de sucre. En outre, le *Coccobotrys Verrucariæ* ne peut pas se développer à l'obscurité. Le *Verrucaria nigrescens* serait donc un lichen où le champignon est parasite sur l'algue.

De même les *Cystococcus* des *Cladonia* et du *Xanthoria* préfèrent une nourriture organique, ce qui indiquerait que le champignon de ces lichens vit en saprophyte sur l'humus de la terre et de l'écorce et que l'algue s'en remet en partie à lui pour la fourniture du carbone, et parlerait en faveur d'un certain parasitisme de l'algue sur le champignon. Par contre, les *Stichococcus* et les *Coccomyxa* ne sont guère saprophytes et cependant les *Coniocybe* vivent sur les écorces et les *Solorina* sur des terrains souvent riches en humus; nous ne pouvons donc nous baser uniquement sur le substratum pour résoudre cette question.

2. Il est curieux de voir que, d'une part, la gonidie du *Xanthoria parietina* diffère de celle du *Cladonia pyxidata* et de celle du *Cladonia furcata*, de même que le *Coccomyxa* du *Solorina saccata* n'est pas le même que celui du *Solorina crocea*, d'après les recherches de Chodat[2]. En outre, rappelons que ce savant a trié deux races différentes de *Cystococcus*-gonidies, d'une même espèce de lichens *(Cladonia pyxidata)* récolté en deux endroits différents et deux races différentes de *Coccomyxa*-gonidies d'une même espèce de *Solorina*, provenant de deux stations différentes; enfin, nous avons vu le même *Nostoc* entrer en symbiose avec deux champignons qui auraient fait de l'association soit un *Peltigera canina*, soit un *Peltigera horizontalis*. D'autre part, nous avons trouvé, dans les deux cas où nous avons pu l'étudier *(Cystococcus* et *Coccomyxa)*, que les gonidies d'un groupe se comportent de la même manière. De nouvelles recherches devront montrer si toujours les

[1] Chodat, (1913), l. c., 217.
[2] Chodat, (1913), l. c., 223.

gonidies d'un genre se ressemblent physiologiquement en différant par leur morphologie et ceci sera un point très intéressant.

3. Enfin, nos résultats peuvent également servir à soutenir la théorie de Schwendener et se laissent difficilement expliquer selon l'ancienne théorie reprise par Elfving. Il nous semble impossible d'admettre, maintenant que nous connaissons mieux quelques-unes des différentes races d'algues et de gonidies, que des organismes qui se ressemblent tellement soit tantôt produits par des lichens, tantôt par des algues. Pourrait-on comprendre, par exemple, qu'un *Stichococcus Coniocybes* ait une origine toute différente de celle des huit autres *Stichococcus* se trouvant dans la collection de l'Institut botanique, qui proviennent de sources très variées et qui n'en diffèrent que peu morphologiquement?

Le caractère « *homobium* » des lichens, qui a toujours été la pierre d'achoppement de la théorie schwendenérienne, doit trouver son explication, non pas dans une production de gonidies par les hyphes, mais dans une longue adaptation d'un champignon de lichen à sa gonidie; l'évolution phylétique de la plupart des lichens, comme le dit Reinke[1], ne s'explique pas par une évolution séparée de l'algue et du champignon, mais par l'évolution du « *consortium* » et de plus, il nous semble fort peu probable que les lichens, qui produisent des sorédies, naissent actuellement par synthèse[2]. Or, les sorédies n'étant que des boutures, transmettent tout naturellement les caractères d'homogénéité et de parfaite adaptation réciproque à chaque nouveau lichen; cette homogénéité fait par contre souvent défaut chez les lichens qui ne forment pas de sorédies et qui naissent probablement plus facilement par synthèse dans la nature, comme c'est le cas pour beaucoup d'espèces sous-corticales.

[1] Reinke. Abhandlungen über Flechten. *Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot.*, 28 (1895).
[2] D'où peut-être la difficulté de réaliser expérimentalement ces synthèses.

Explication des figures de la Planche

Fig. A. Nostoc Peltigeræ Let., sur milieu de Detmer au tiers agarisé sans sucre ; culture âgée de deux mois.

Fig. B. Nostoc Peltigeræ sur milieu de Detmer au tiers agarisé, avec 2 % de glucose (miel) ; culture âgée de deux mois.

Fig. C. Nostoc Peltigeræ sur milieu de Detmer au tiers agarisé sans sucre ; culture âgée de six mois. × 550.

Fig. D. Comme *Fig. C*, on voit des cellules à gaine fortement développée. × 300.

Fig. E. Différents *Cystococcus* sur milieu de Detmer au tiers sucré et agarisé, contenant 0, 5 % de peptone, culture placée à l'obscurité, âgée de quatre mois ;

I. = *Cystococcus maximus* Chod. (n° 128 de la collection).
II. = *Cystococcus cohærens* Chod. (n° 103 »).
III. = *Cystococcus Cladoniæ pyxidatæ* Chod. (n° 63 »).
IV. = *Cystococcus Xanthoriæ parietinæ* Let. (n° 149 »).

on voit que la colonie du *Cystococcus maximus* (épiphyte) est beaucoup plus petite que les autres sur milieu à azote organique.

Fig. F. Différents *Stichococcus* sur milieu de Detmer au tiers sucré et agarisé, contenant 1 % de peptone ; culture placée à l'obscurité, âgée de quatre mois ;

I. = *Stichococcus bacillaris* Næg. (n° 16).
II. = *Stichococcus Coniocybes* Let. (n° 135).
III. = *Stichococcus viscosus* Let. (n° 140).
IV. = *Stichococcus dubius* Chod. (n° 59).
V. = *Stichococcus minor* Chod. (n° 17).

on voit la grandeur des colonies des *Stichococcus bacillaris* et *Stichococcus dubius* (épiphytes) sur milieu à azote organique.

Fig. B

Fig. A

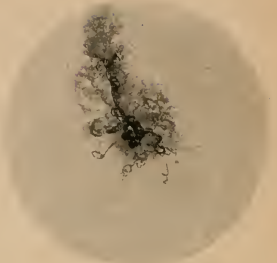


Fig. D

Fig. C

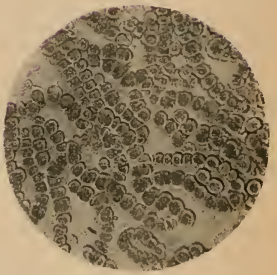


Fig. F

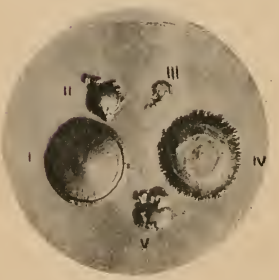
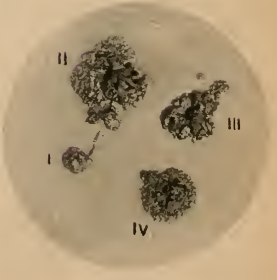


Fig. E



A. L. ad. nat. photogr.

Library
N. C. State College

TABLE DES MATIÈRES

Pages

CHAPITRE I. — *La théorie de Schwendener*

Preuves en faveur de cette théorie 7
Le travail d'Elfving 10

CHAPITRE II. — *Les relations entre les deux composants*

Les différentes opinions à ce sujet 11
La méthode expérimentale 18

CHAPITRE III. — *Partie expérimentale*

Le *Nostoc Peltigeræ* Let. 21
Assimilation azotée 22
Assimilation carbonée 22
Influence de différentes radiations lumineuses 24

Les *Cystococcus*. Le *Cystococcus Xanthoriæ parietinæ* Let. 28
Assimilation azotée 31
Assimilation carbonée 33

Les *Stichococcus*. Le *Stichococcus Coniocybes* Let. 35
Assimilation azotée 37

Les *Coccomyxa*. 39
Assimilation azotée 40
Assimilation carbonée 40

CHAPITRE IV

Résumé et Conclusions 42

North Carolina State University Libraries
QK581 .L4
ETUDE DE QUELQUES GONIDIES DE LICHENS
S02777694 R